植物分类学报 36(6):481～489(1998)
Acta Phytotaxonomica Sinica

泡沙参复合体(桔梗科)的物种生物学研究 Ⅳ.等位酶水平的变异和分化*

葛颂 洪德元
(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)

BIOSYSTEMATIC STUDIES ON *ADENOPHORA POTANINII* KORSH. COMPLEX (CAMPANULACEAE) Ⅳ. ALLOZYME VARIATION AND DIFFERENTIATION

GE Song HONG De-Yuan
(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract Fifteen natural populations representing all the taxa in *Adenophora potaninii* complex were investigated using vertical slab polyacrylamide gel electrophoresis. Allozyme data for ten loci of seven enzymes demonstrate high levels of genetic variation within populations, with the values of $P = 0.40 \sim 0.70$, $A = 1.5 \sim 2.5$ and $He = 0.102 \sim 0.291$. At specific level, there existed the highest variation in *A. wawreana* ($A = 2.10$, $P = 0.63$, $He = 0.237$), followed by those of *A. lobophylla* ($A = 1.85$, $P = 0.60$, $He = 0.204$) and *A. potaninii* ($A = 1.83$, $P = 0.60$, $He = 0.188$). Based on Wright's *F*-statistics, the outcrossing rates(t) were 0.86(*A. wawreana*), 0.74 (*A. potaninii*) and 0.63(*A. lobophylla*). The analysis on population genetic structure indicates that most variation resided within populations, which is consistent with the high rate of outcrossing rates in the complex. On the basis of genetic identity(I), cluster analysis shows that there was high genetic divergence between *A. lobophylla* populations and *A. wawreana*-*A. potaninii* clade, while no clear genetic difference was found between *A. wawreana* populations and *A. potaninii* populations. Consequently, the present allozyme data justify the establishment of *A. lobophylla*, but give no support for treating *A. wawreana* and *A. potaninii* as a separate species.

Key words *Adenophora potaninii* complex; Allozyme; Genetic variation; Population differentiation

摘要 利用聚丙烯酰胺凝胶电泳技术,对采自泡沙参复合体整个分布区的15个天然居群进行了等位酶分析。7种酶系统共10个等位酶基因位点的检测表明,本复合体植物具有高水平的遗传变异性,居群水平上的遗传多样性指标分别为:多态位点百分率 $P = 0.40 \sim 0.70$,等位基因平均数 $A = 1.5 \sim 2.5$,平均期望杂合度 $He = 0.102 \sim 0.291$。3个类群在居群水平上的平均多样性水平由高至低依次为:*A. wawreana* ($A = 2.10$, $P = 0.63$, $He = 0.237$), *A. lobophylla* ($A = 1.85$, $P = 0.60$, $He = 0.204$)和 *A. potaninii* ($A = 1.83$, $P = 0.60$, $He = 0.188$)。居群遗传结构和交配系统的分析表明,本复合体植物的大部分遗传变异存在于居群之内,$F_{ST} = 0.176$(*A. wawreana*)和0.115(*A. potaninii*),并以异交为主,异交率估计值分别为 $t = 0.86$(*A. wawreana*),0.74 (*A. potaninii*)和0.63(*A. lobophylla*),这是本复合体植物具有丰富遗传变异的主要原因之一。根据15个居群的遗传一致度(I)值进行聚类分析发现,15

* 国家自然科学青年基金(39600009)资助项目。
1998-04-14收稿,1998-05-14收修改稿。

个居群可分为明显的2支,由 *A. lobophylla* 2个居群构成的一支与由 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 13个居群构成的一支在遗传上的分化十分明显,而6个 *A. wawreana* 居群和7个 *A. potaninii* 居群间的遗传差异不明显,是两个分化不充分的类群。因此,本文的等位酶证据说明,*A. lobophylla* 是遗传上独立的好种,同时不支持将 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 分别作为独立种的处理。

关键词 泡沙参复合体; 等位酶; 遗传变异; 居群分化

泡沙参复合体 *Adenophora potaninii* complex 原有6个种,是该属沙参组有齿亚组中形态变异复杂、分类上较难处理的一群植物(葛颂,洪德元,1994)。通过野外调查和移栽试验(葛颂,洪德元,1995,1994),我们发现本复合体植物在形态性状上的可塑性和变异性均非常大,许多形态性状不宜作为分类的鉴别特征。进一步的人工杂交和居群变异式样的分析表明(葛颂,洪德元,1995; Ge & Hong,1994),根据个别形态性状建立的 *A. biformifolia* Y.Z.Zhao、*A. bockiana* Diels、*A. polydentata* P.F.Tu et G.J.Xu 3个种均为 *A. wawreana* Zahlbr. 和 *A. potaninii* Korsh. 种内变异的极端个体或特殊类型,不宜处理为任何分类学单位(葛颂,洪德元,1995)。在余下的3个种中,不管是人工杂交还是居群变异式样的分析均表明 *A. lobophylla* Hong 这一川西北的特有种与 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 有明显的区别,而后2个种不管是在生殖隔离上还是在形态性状上都没有明显的分化,其关系仍有待进一步研究。

自本世纪70年代酶电泳技术应用于植物居群研究以来,为居群遗传和生物进化研究带来了突破性进展,也为植物系统和进化研究提供了新的手段和途径(葛颂,1994;Crawford,1989; Gottlieb,1981)。酶电泳技术是根据酶蛋白带有特定净电荷、具有特定分子大小和构型的特点,利用电泳的方法将不同的酶蛋白分子分离开来的一种技术。借助于一定的遗传分析方法,酶电泳技术可以准确地确定一批符合遗传标记特点的等位酶位点,因而能有效地度量居群或类群中的遗传变异和分化,进而用于探讨类群间的遗传关系,为类群的划分和系统发育推断提供基本资料(葛颂,1994; Crawford,1989)。本研究将利用等位酶遗传标记来研究泡沙参复合体居群和类群的遗传变异性和遗传分化,从等位酶水平上认识本复合体植物形态上多变的原因,探讨上述各类群间的遗传分化程度,为复合体物种形成机制的研究和对其进行更为可靠的分类学处理提供有益的资料。

1 材料和方法

1.1 材料来源

酶电泳实验所用试材均取自试验园地内移栽的天然居群,包括根据形态性状和地理分布确定为多歧沙参 *A. wawreana* 的6个居群(01,04,05,06,07,09)、确定为泡沙参 *A. potaninii* 的7个居群(10,11,13,16,18,19,21)以及2个裂叶沙参 *A. lobophylla* 居群(L1,L2),这些居群的地理位置、生境特点和移栽个体的数目详见表1。

1.2 酶电泳实验

采用聚丙烯酰胺凝胶垂直板状电泳,在供试材料中共检测了15种酶系统,通过变动样品提取液和凝胶缓冲系统,以及对天然居群和人工杂交子代同工酶电泳谱带的遗传分析,最后从7种酶系统中获得了符合孟德尔分离规律的10个等位酶位点。7个酶系统

是:天冬氨酸转氨酶(AAT)、酯酶(EST)、甲酸脱氢酶(FDH)、谷氨酸脱氢酶(GDH)、异柠檬酸脱氢酶(IDH)、苹果酸酶(ME)和超氧化物歧化酶(SOD)。酶的提取、凝胶电泳和染色、以及等位酶位点的遗传分析可参阅前文(葛颂,洪德元,1996)。

表 1　采样居群的编号、个体数、产地及生境
Table 1　Population number, size, locality and habitat

居群号 Pop. No.	采样株数 No. of plants	地点 Locality	生境 Habitat	类群* Taxa
01	28	辽宁建昌二道沟 Erdaogou, Jianchang, Liaoning	560 m 阴坡,杂草丛 grasses of shady slope	WAW
04	18	北京香山 Mt. Xiangshan, Beijing	500 m 半阴坡,高草灌丛 grasses or bushes of shady or sunny slope	WAW
05	16	山西浑源恒山 Mt. Hengshan, Hunyuan, Shanxi	1650 m 阴坡,杂草灌丛 grasses or bushes of shady slope	WAW
06	23	山西宁武东寨 Dongzhai, Ningwu, Shanxi	1680 m 半阴坡,杂草灌丛 grasses or bushes of shady or sunny slope	WAW
07	31	内蒙古呼和浩特大青山 Mt. Daqing, Nei Monggol	1200 m 半阴坡,杂草灌丛 grasses or bushes of shady or sunny slope	WAW
09	26	河南林县石板岩 Shibanyan, Linxian, Henan	620 m 阴坡,杂草灌丛 grasses or bushes of shady slope	WAW
10	26	陕西延安南泥湾 Nanniwan, Yan'an, Shaanxi	980 m 阴坡,杂草灌丛 grasses or bushes of shady slope	POT
11	35	山西运城西姚山 Mt. Xiyao, Yuncheng, Shanxi	750 m 半阴坡,矮草丛 grasses of shady or sunny slope	POT
13	26	甘肃天水吕二沟 Lüergou, Tianshui, Gansu	1350 m 半阴坡,田边 grasses near farmland on hill	POT
16	25	陕西勉县定军山 Mt. Dingjun, Mianxian, Shaanxi	620 m, 阴坡,杂草灌丛 grasses or bushes of shady slope	POT
18	27	四川茂县曲谷乡 Qugu Township, Maoxian, Sichuan	3000 m, 阴坡杂灌丛 grasses or bushes of shady slope	POT
19	22	四川马尔康查北村 Zhabei Village, Barkam, Sichuan	2560 m, 阴坡,田边杂灌 grasses or bushes near farmland on hill	POT
21	25	四川宝兴城关雪山 Mt. Xueshan, Baoxing, Sichuan	950 m 阴坡,杂灌丛 grasses or bushes of shady slope	POT
L1	20	四川金川安宁八卦碉沟 Baguadiao, Anning, Jinchuan, Sichuan	2450 m 阴坡,林边高草灌丛 grasses or bushes of shady slope	LOB
L2	16	四川金川安宁碳厂沟 Tanchanggou, Anning, Jinchuan, Sichuan	2450 m 阴坡,林边高草灌丛 bushes of shady slope	LOB

* WAW—— *A. wawreana*; POT—— *A. potaninii*; LOB—— *A. lobophylla*.

1.3 酶谱分析和数据处理

等位酶位点和等位基因的命名按常规,以酶的缩写字母代表该酶系统,连字符后数字代表该酶不同的位点(当有多个位点时),愈靠近正极(迁移率愈大)的位点以愈小数字表示。每个位点的等位基因用小写英文字母代表,靠正极最近(迁移率最大)的等位基因以 a 代表,其次以 b 代表,以此类推。当有不表达(silent)等位基因时,将其作为最后一个等位基因。

遗传多样性(变异)的度量以多态位点百分率(P)(percent of polymorphic loci)、等位基因平均数(A)(Average number of alleles per locus)、平均观察杂合度(Ho)(average observed heterozygosity)和平均期望杂合度(He)(average expected heterozygosity)来度量。采用 F 统计量和遗传一致度值(I)(genetic identity)来衡量居群(类群)间的分化和遗传相似性。此外,居群间的遗传分化用 Wright(1978)的 F-统计量$(1-F_{IS})\times(1-F_{ST})=(1-F_{IT})$来度量,其中的 F_{IS}和 F_{IT}分别表示整个物种的基因频率和居群平均的基因频率偏离 Hardy-Weinberg 遗传平衡的程度,F_{ST}则表示居群间的遗传变异占总遗传变异的比率。上述各项指标的计算均用 BIOSYS-1 程序(Swofford & Selander, 1989)完成。此外,还利用 Wright (1965) 的固定指数(F)对居群的异交率(t)进行近似估计。这些参数的来源、意义和计算方法可参阅有关文献(葛颂,1994,1989; Wright, 1978; Nei,1975)。

2 结 果

本研究所涉及的 15 个居群来自前述的 3 个类群,它们在 10 个等位酶位点上的基因频率表因篇幅所限而从略。所分析的 10 个酶位点中有 7 个是多态的,即至少在 1 个居群中有 2 个以上的等位基因。其中,*Aat*-3、*Gdh*-2、*Idh*-1 和 *Sod*-2 有 3 个等位基因,*Aat*-4 和 *Est*-3 有 5 个等位基因,而 *Fdh* 则有多达 7 个等位基因;另 3 个位点(*Idh*-2, *Me* 和 *Sod*-1)为单态位点。

2.1 遗传变异性和交配系统

本复合体全部居群的遗传多样性指标、固定指数(F)及异交率估计值列于表 2 中。由表 2 可见,15 个居群的遗传多样性指标均较高,多态位点百分率(P)0.40~0.70;等位基因平均数(A)1.5~2.5;平均观察杂合度(Ho)0.092~0.294,平均期望杂合度(He)0.102~0.291。居群平均的遗传变异水平 *A. wawreana* ($A=2.10$, $P=0.63$, $He=0.237$) 最高,*A. lobophylla* ($A=1.85$, $P=0.60$, $He=0.204$)其次,*A. potaninii* ($A=1.83$, $P=0.60$, $He=0.188$)最低。如果以类群为单位,3 个类群在多态位点百分率(P)上相差不大;但在等位基因平均数(A)上,*A. potaninii* 最高,*A. wawreana* 其次,*A. lobophylla* 最低;在平均期望杂合度(He)上,*A. wawreana* (0.258) 最高,*A. lobophylla* (0.205)其次,*A. potaninii* (0.199)最低。

表 2 给出了全部 15 个居群的固定指数(F),除居群 4 的 F 值稍小于零(杂合体略多于理论期望值)外,其余 14 居群的 F 值均大于零(杂合体不足)。尤其是 *A. lobophylla* 的居群 L1, F 正值很高(0.313),说明杂合体明显不足。根据 Wright 提出的异交率(t)近似估计法:$t=(1-F)/(1+F)$,得到所有居群的 t 值见表 2 最后一列。复合体不同居群的异交率变动在 0.52~1.02 之间,3 个类群的平均值分别为 0.86(*A. wawreana*),0.74

(*A. potaninii*)和0.63(*A. lobophylla*)。

2.2 居群的遗传结构

由于 *A. lobophylla* 只有两个居群的数据，故不作进一步的分析。表3是 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 两个类群的 *F* 统计量分解值。由表3可见，F_{IS}和F_{IT}值均为正值，表明不管是在类群还是在居群水平上，杂合体比率均小于理论期望值(杂合体不足)。这与表2中 *F* 值的结果是一致的。*A. wawreana* 和 *A. potaninii* 两个类群的大部分遗传变异均存在于居群之内，分别只有17.6%和11.5%的总变异存在于居群之间。

表2　多歧沙参6个居群、泡沙参7个居群和裂叶沙参2个居群的遗传变异性(括号内为标准误)
Table 2　Genetic variability in 6 populations of *A. wawreana*, 7 populations of *A. potaninii* and 2 populations of *A. lobophylla* (standard errors in parentheses)

居群号 Pop. No.	No. of plant	*A*	*P*	*Ho*	*He*	*F*	*t*
01	17	2.1	0.60	0.182	0.217	0.161	0.72
04	16	2.3	0.70	0.294	0.291	-0.010	1.02
05	15	2.0	0.70	0.223	0.266	0.162	0.72
06	20	1.6	0.50	0.158	0.195	0.190	0.68
07	19	1.9	0.60	0.153	0.162	0.056	0.89
09	22	2.5	0.70	0.227	0.290	0.217	0.65
居群平均 Mean		2.10	0.63	0.206 (0.053)	0.237 (0.054)	0.130 (0.087)	0.86
多歧沙参 *A. wawreana*		2.70	0.70	-	0.258		
10	15	1.9	0.70	0.257	0.283	0.092	0.83
11	20	2.0	0.60	0.175	0.213	0.178	θ.78
13	15	1.8	0.70	0.160	0.191	0.162	0.81
16	15	1.7	0.60	0.138	0.167	0.174	0.79
18	26	2.0	0.60	0.158	0.183	0.137	0.85
19	15	1.5	0.40	0.092	0.102	0.098	0.82
21	21	1.9	0.60	0.143	0.180	0.206	0.66
居群平均 Mean		1.83	0.60	0.160 (0.050)	0.188 (0.054)	0.149 (0.043)	0.74
泡沙参 *A. potaninii*		2.80	0.70	-	0.199		
L1	18	1.80	0.60	0.127	0.185	0.314	0.52
L2	15	1.90	0.60	0.192	0.224	0.143	0.84
居群平均 Mean		1.85	0.60	0.160 (0.046)	0.204 (0.028)	0.229 (0.121)	0.63
裂叶沙参 *A. lobophylla*		2.00	0.60	-	0.205		

表3　多歧沙参和泡沙参居群分化的 *F*-统计量分析
Table 3　Population differentiation of *A. wawreana* and *A. potaninii* as measured by *F*-statistics

类群 Taxa	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
A. wawreana	0.124	0.279	0.176
A. potaninii	0.110	0.216	0.115

2.3 居群和类群间的遗传分化

为了进一步分析居群和类群两两之间的遗传分化程度，需计算出 Nei 的遗传一致度(I)和遗传距离(D)(表 4)。由表 4 可见，各类群内居群间的遗传相似性均很高，*A. wawreana* 内居群间的 I 值均大于 0.94，*A. potaninii* 居群间的 I 值则均大于 0.96，*A. lobophylla* 2 个居群间的 I 值为 0.99。*A. wawreana* 和 *A. potaninii* 居群间的 I 值变动于0.88～1.00 之间；*A. wawreana* 和 *A. potaninii* 与 *A. lobophylla* 居群间的 I 值相对低得多，为 0.73～0.89 之间。

利用表 4 的数据进行聚类分析可以更直观地反映居群和类群间的遗传关系。由图 1 的聚类结果可见，*A. lobophylla* 的 2 个居群与 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 的 13 个居群间出现了明显的遗传分化；而 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 两个类群间的遗传分化则不明显，遗传距离与地理距离之间也无相关关系。

表 4 复合体 15 个居群之间的遗传一致度(I)(对角线上)和遗传距离(D)(对角线下)

Table 4 Matrix of genetic identity(I)(above the diagonal) and genetic distance(D)(below the diagonal) among 15 populations of the three taxa

居群 Population	01	04	05	06	07	09	10	11	13	16	18	19	21	L1	L2
01	–	0.96	0.96	0.98	0.99	0.96	0.97	0.98	0.99	0.97	0.96	0.93	0.94	0.77	0.80
04	0.04	–	0.97	0.95	0.97	0.98	0.94	0.93	0.98	0.92	0.92	0.88	0.87	0.75	0.79
05	0.05	0.03	–	0.94	0.96	1.00	0.93	0.93	0.96	0.93	0.93	0.89	0.90	0.74	0.79
06	0.03	0.05	0.06	–	0.98	0.96	0.98	0.99	1.00	0.99	1.00	0.98	0.99	0.85	0.89
07	0.01	0.03	0.04	0.03	–	0.96	0.96	0.98	0.99	0.98	0.97	0.94	0.93	0.73	0.78
09	0.04	0.02	0.00	0.04	0.04	–	0.95	0.93	0.97	0.94	0.94	0.91	0.92	0.78	0.83
10	0.04	0.06	0.07	0.02	0.04	0.06	–	0.99	0.98	0.98	0.98	0.97	0.98	0.83	0.88
11	0.03	0.07	0.08	0.01	0.02	0.07	0.01	–	0.99	1.00	1.00	0.99	0.98	0.81	0.86
13	0.01	0.02	0.04	0.00	0.01	0.03	0.02	0.02	–	0.99	0.99	0.96	0.96	0.81	0.85
16	0.03	0.08	0.07	0.01	0.02	0.06	0.02	0.00	0.01	–	1.00	0.99	0.99	0.80	0.85
18	0.04	0.08	0.08	0.01	0.03	0.06	0.02	0.01	0.02	0.00	–	1.00	0.99	0.83	0.88
19	0.08	0.13	0.11	0.03	0.06	0.09	0.03	0.01	0.04	0.01	0.01	–	0.99	0.82	0.87
21	0.07	0.12	0.11	0.01	0.07	0.08	0.02	0.02	0.04	0.01	0.01	0.01	–	0.87	0.89
L1	0.26	0.29	0.30	0.16	0.31	0.25	0.18	0.21	0.21	0.22	0.19	0.20	0.14	–	0.99
L2	0.22	0.24	0.23	0.12	0.25	0.19	0.13	0.15	0.16	0.16	0.13	0.14	0.09	0.01	–

3 讨 论

3.1 泡沙参复合体的遗传变异和居群分化

酶电泳技术应用于植物居群研究以来已有近 30 年的历史，积累了大量的资料。Hamrick & Godt(1989)对 165 个属、449 个物种共 653 篇等位酶研究报道进行了总结分析。几年以后，Hamrick 等(1992)又将分析的资料扩大到 220 个属、662 个物种共 968 篇报道，现将他们的总结和本研究的结果列于表 5，以便进行比较分析。

表 5　泡沙参复合体和其他植物类群遗传变异水平和居群分化的比较(引自 Hamrick *et al*., 1992)
Table 5　Genetic variation and population differentiation for *A. potaninii* complex as compared to other plant groups (from Hamrick *et al*., 1992)

植物类群 Plant groups	遗传变异性 Genetic variation *						居群分化 Population differentiation
	A_s	A_p	P_s	P_p	He_s	He_p	$G_{ST}(=F_{ST})$
所有物种 All species	1.97	1.52	0.513	0.346	0.150	0.113	0.228
短命多年生草本 Short-lived perennial herbaceous	1.75	1.39	0.434	0.283	0.125	0.098	0.253
长命多年生草本 Long-lived perennial herbaceous	1.64	1.32	0.393	0.215	0.124	0.082	0.278
A. wawreana	2.70	2.10	0.700	0.633	0.258	0.237	0.176
A. potaninii	2.80	1.83	0.700	0.600	0.199	0.188	0.115
A. lobophylla	2.00	1.85	0.600	0.600	0.205	0.204	-

* A_s, A_p, P_s, P_p, He_s 和 He_p 各指标中的下标 s 和 p 分别表示在物种水平和居群水平上的度量值。
* The subscripts "s" and "p" in A_s, A_p, P_s, P_p, He_s and He_p represent the values calculated at species and population levels, respectively.

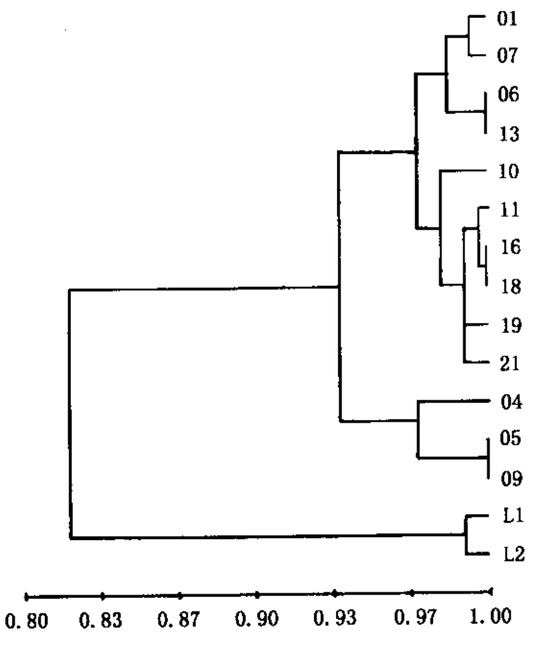


图 1　泡沙参复合体 15 个居群遗传一致度(I)聚类图
Fig.1　Cluster dendrogram of 15 populations of *A. potaninii* complex based on genetic identity(I)

沙参属植物为长命多年生草本，以异交为主。与表 5 相应特点植物的平均值相比，本复合体植物的遗传变异水平很高，各个遗传变异指标均明显高于长命多年生草本的平均值。尤其是在居群水平上，多态位点百分率(P)和平均期望杂合度(He)为同类植物平均值的 2～3 倍。另一方面，本复合体居群间的分化相对较小，F_{ST} 只相当于同类植物平均值的 1/2 左右。由此可见，本复合体属于遗传变异丰富、居群间分化较小的一类植物，这与形态性状上存在丰富的遗传变异性是一致的(葛颂，洪德元，1995)。

Hamrick 及其合作者(Hamrick *et al*., 1992; Hamrick & Godt, 1989; Hamrick *et al*., 1979)曾多次对植物居群遗传结构与植物生活史特性和生态因子之间的关系进行综合研究，结果表明在他们所着重分析的 8 个因素中(分类群、习性、分布范围、分布地区、繁育系统、种子散播方式、生殖模式和演替阶段)，影响居群遗传变异大小的主要因素依次为：繁育系统、分布范围和习性(葛颂，1994)。遗传变异最高的植物类群是那些寿命长、地理分布广、异交为主、风媒授粉、结实

性高且存在于演替阶段末期群落中的物种。沙参属植物为多年生草本,其寿命至少在10年以上,且地理分布较广、适应性强,以异交为主,结实量很大,这些特性均有利于居群中遗传变异的保持和积累,大概也是本研究发现存在很高遗传变异性的主要原因。Hamrick & Godt(1989)的总结还表明,对遗传变异分布式样或称居群遗传结构影响最大的因素是繁育系统,不同繁育系统类型的植物,居群间的分化差别很大,自交种的居群分化程度($G_{ST}=0.510$)是以异交为主植物($G_{ST}=0.146$)的3.5倍。也即自交植物总的遗传变异中,有51%的变异存在于居群间,而以异交为主的植物只有15%左右的总变异存在于居群间。在对与沙参属近缘的风铃草属 *Campanula* 的研究中,Inoue & Kawahara(1990)根据17个等位酶位点的研究,发现分布在日本本岛和附近群岛上的 *C. punctata* 在繁育系统和居群遗传结构上均发生了一定分化。本岛上的居群自交不亲和,紧靠本岛的一些小岛居群具混合式的繁育系统,而远离本岛的岛屿居群则具有自交亲和且占优势的繁育系统。其结果,本岛居群的 $G_{ST}=0.140$,岛屿居群 $G_{ST}=0.308$,相当于本岛居群的两倍,可见繁育系统对居群遗传结构的重要影响。本复合体杂交试验的结果表明,虽然沙参属植物自交亲和,但雄蕊先熟等异花授粉机制已发育得较充分,自交后代的种子萌发率也要低于异交后代,因此是以异交为主的植物类群(Ge & Hong, 1994),上述特点均有利于居群内保持高水平的遗传变异性,并有助于居群间的基因流动,避免居群间出现过高的分化。

3.2 类群间的遗传分化及其分类地位

为了阐明等位酶水平的分化与类群分类地位之间的关系,Gottlieb(1977)对涉及28个植物物种的等位酶研究进行了总结,发现种内居群间的遗传一致度(I)平均为0.90(变动于0.90～1.00),而种间的 I 值平均为0.67(变动于0.28～0.99)。Crawford (1989)再次总结的结果与10多年前 Gottlieb 的结论没有什么不同,但发现不同物种其差别很大(Gottlieb 分析的28个物种就有很大的变动幅度)。其主要原因就在于植物物种形成的复杂性,物种形成的方式和成种事件发生的时间对种间遗传分化的程度有直接影响(葛颂,1994)。那些通过量子式和近期形成的物种,甚至来自不同属的物种,种间的等位酶分化都可能很小。如 Gottlieb & Pilz(1976)报道菊科 *Gaura demareei* 和 *G. longiflora* 种间,Soltis(1985)报道虎耳草科 *Heuchera* 属的种间,I 值均高达为0.99,类似的例子还有很多(葛颂,1994; Crawford,1989)。本研究等位酶分析的结果表明,泡沙参复合体各类群间的等位酶分化很小,这大概与沙参属起源晚有关。

根据以往形态学和杂交试验的结果,本复合体可分为两个分化明显的类群,即 *A. lobophylla* 和 *A. wawreana*-*A. potaninii*。前者具有狭窄的花冠、明显伸出的花柱和较长的花盘以及半裂的叶片等形态特征,明显区别于后2个类群(葛颂,洪德元,1994;Ge & Hong, 1994)。人工杂交试验表明,*A. lobophylla* 居群与 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 居群间的杂交亲和指数(CI)只有0～0.02,而与筒花组成员 *A. stenanthina* 之间的 CI 值高达0.62,说明将该种作为本复合体的成员是不合适的(Ge & Hong, 1994)。这一初步结论同样得到最近核糖体 DNA 的 ITS 序列分析的支持(葛颂等,1997)。另一方面,*A. wawreana* 和 *A. potaninii* 是两个十分近缘的类群,前者分布于东北和华北,而后者分布于西北和西南,二者在山西和陕西一带有明显的过渡(洪德元,1983)。居群变异式样(葛颂,洪德元,待发表)和人工杂交的结果(Ge & Hong, 1994)均未发现二者的明显分化。

等位酶分析的结果与上述结果基本一致，*A. lobophylla* 与 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 之间出现了较大的遗传分化，而 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 间的遗传相似性很高（*I* 值均大于 0.88）（表 4）。从聚类图（图 1）的结果也可看出，*A. lobophylla* 2 个居群自成一支，明显独立于 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 的 13 个居群；相比之下，*A. wawreana* 和 *A. potaninii* 的居群并未各自先聚在一起，2 个类群间的界限不清。因此，等位酶资料不支持将 *A. wawreana* 和 *A. potaninii* 处理为独立的物种，而 *A. lobophylla* 则是遗传上独立的物种，但因本研究缺乏沙参属的其它类群作为对照，该种具体的分类地位仍有待进一步的研究。

参　考　文　献

洪德元，1983. 中国植物志. 第 73 卷. 第 2 分册. 北京：科学出版社

葛颂，1989. 用同工酶定量分析林木群体变异和分化的方法. 西南林学院学报，9(1)：84～90

葛颂，1994. 同工酶和植物进化生物学研究. 见：陈家宽，杨继（主编），植物进化生物学. 武汉：武汉大学出版社. 153～208

葛颂，洪德元，1994. 泡沙参复合体（桔梗科）的物种生物学研究 Ⅰ. 表型的可塑性. 植物分类学报，32(6)：489～503

葛颂，洪德元，1995. 泡沙参复合体（桔梗科）的物种生物学研究 Ⅲ. 性状的遗传变异及其分类价值. 植物分类学报，33(5)：433～443

葛颂，洪德元，1996. 泡沙参同工酶基因位点的遗传分析. 植物学报，38(6)：431～438

葛颂，Schaal B A，洪德元，1997. 用核糖体 DNA 的 ITS 序列探讨裂叶沙参的系统位置——兼论 ITS 片断在沙参属系统学研究中的价值. 植物分类学报，35(5)：385～395

Crawford D J, 1989. Enzyme electrophoresis and plant systematics. In: Soltis D E, Soltis P S eds. Isozymes in Plant Biology. Portland: Dioscorides Press. 146～164

Ge S, Hong D-Y, 1994. Biosystematic studies on *Adenophora potaninii* complex. Ⅱ. crossing experiment. Cathaya, 6:15～26

Gottlieb L D, 1977. Electrophoretic evidence and plant systematics. Ann Mo Bot Gard, 64:161～180

Gottlieb L D, 1981. Electrophoretic evidence and plant populations. Prog Phytochem, 7:1～46

Gottlieb L D, Pilz G, 1976. Genetic similarity between *Gaura longifolia* and its obligately outcrossing derivative *G. demareei*. Syst Bot, 1:181～187

Hamrick J L, Linhart Y B, Mitton J B, 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plant. Ann Rev Ecol Syst, 10:173～200

Hamrick J L, Godt M J W, 1989. Allozyme diversity in plant species. In: Brown A H D *et al.* eds. Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources. Sunderland, Mass: Sinauer. 43～63

Hamrick J L, Godt M J W, Sherman-Broyles S L, 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. New Forests, 6:95～124

Inoue K, Kawahara T, 1990. Allozyme differentiation and genetic structure in island and mainland Japanese populations of *Campanula punctata* (Campanulaceae). Amer J Bot, 7(11):1440～1448

Nei M, 1975. Molecular Population Genetics and Evolution. New York: Elsevieer

Soltis D E, 1985. Allozymic differentiation among *Heuchera americana*, *H. parviflora*, *H. pubescens* and *H. villosa* (Saxifragaceae). Syst Bot, 10:193～198

Swofford D L, Selander R B, 1989. BIOSYS-1, A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. Release 1.7. Illinois Natural History Survey, Champain, Illinois

Wright S, 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. Evolution, 19:395～420

Wright S, 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol 4. Variation Within and Among Natural Populations. Chicago: University of Chicago Press